DESARROLLO DE LA EPIDERMIS Y EL CORTEX EN EL TALLO DE *Piper* (PIPERACEAE)

Héctor López-Naranjo

RESUMEN

El análisis anatómico e histogénico del tallo de siete especies de ***Piper*** del bosque nublado del Neotrópico revela que la epidermis caulinar se desarrolla constituyendo un tejido acuífero múltiple, formada por 3-9 capas, en la cual faltan los estomas y abundan los cristales, pigmentos y glándulas. Esta epidermis caulinar múltiple tiene características de un tejido sui generis: **a)** se origina directamente del dermatógeno, en el propio ápice caulinar, mediante un desarrollo progresivo asociado al crecimiento longitudinal del tallo; **b)** en la fase inicial de su formación adquiere una organización semejante a la de un tejido en empalizada, con las células hexagonales, alargadas radialmente y alternantes; **c)** las células sólo se dividen en el plano radial, y no mediante divisiones periclinales; **d)** persiste durante todo el desarrollo sin ser exfoliada ni substituida por una peridermis. El córtex es homogéneo y sencillo en su estructura en las especies primitivas, y heterogéneo y complejo en las de anatomia avanzada. Usualmente funciona como tejido amilífero y fotosintetizante. Los caracteres anatómicos del tallo en ***Piper*** revelan alguna correlación con el hábito suculento.

Palabras clave: **Piper**, tallo, epidermis, córtex, evolución.

ABSTRACT

Anatomical and histogenical properties of the epidermis and cortex of the stem of seven species of ***Piper*** (Piperaceae) were described and illustrated. In this paper it is shown that epidermis is

* Profesor Titular. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Laboratorio de Fitomorfología. Mérida-Venezuela.

multiple, lacks stomates, and contains a large amount of water. The cortex frequently is green and photosynthetic, or may be specialized as a water-storage tissue. Both tissues are present during all growth-stages of the plant. The stem's epidermis multiple is rich in calcium oxalate, ethereal oil glands and mucilage.

Key words: **Piper** , stem, epidermis, cortex, evolution.

INTRODUCCION

La organografia y el hábito de crecimiento de algunas especies neotropicales de **Piper** es descrita e ilustrada con nuevos elementos por LOPEZ-NARANJO & Col. (1993, 1995,1996, 1997). Según el autor, en ***Piper:***

1. Los frutos son drupas en algunas especies y bayas en otras. La pulpa inmadura contiene cantidades variables de almidón, aceite y mucilago. En las drupas, el endocarpo es uniseriado y se halla recorrido longitudinalmente por tres o cuatro hacecillos vasculares que convergen en el ápice del fruto. En las bayas, la vascularización discurre a través del parénquima profundo.

2. La testa es uniseriada y mucilaginosa, pero no vascularizada. La región de la testa que delimita la porción micropilar de la semilla exhibe engrosamientos mucilaginosos en arcos regulares o irregulares.

3. La semilla es dispersada estando aún indiferenciada, con un proembrión en su interior. La diferenciación completa del proembrión en embrión sólo ocurre después de la diseminación, en el piso húmedo del bosque o en el agua.

4. El embrión maduro es recto, de 1/3 hasta 2/3 la longitud de la semilla, monosimétrico, macropódico de raíz, con los cotiledones foliosos, verdes y desiguales. La plúmula es mínima.

5. El verdadero tejido nutricio de la semilla es el perisperma, lo cual coincide con las observaciones de BALFOUR (1957) en ***Macropiper excelsm*** Forst. El endosperma es un tejido de transferencia de metabolitos respiratorios que persiste durante todo el desarrollo y forma una ampolla en el extremo micropilar de la semilla.

6. Las semillas de algunas especies (por ej. ***P. eriopodon*** y ***P. diffamatum***) tienen la habilidad de germinar sumergidas en agua corriente bajo condiciones anaeróbicas. Las plántulas, sin embargo, no muestran adaptaciones anatómicas al hábito acuático.

7. Las plántulas se distinguen por la raíz primaria alorrízica, el hipocótilo protostélico, los cotiledones peciolados, desiguales y pinnatinervios, y las hojas vegetativas envainadoras. El tallo es simpodial.

8. La epidermis del hipocótilo es uniseriada y papilosa. En ***Macropiper excelsum*** Forst. la epidermis embrional también consiste de una sola capa de células que sólo se dividen en el plano anticlinal (BALFOUR, 1957).

9. La dorsiventralidad morfológica y anatómica del tallo es un carácter de origen embrional, no una anomalía.

10. El tallo adulto tiene la epidermis múltiple y gruesa, de 6-9 capas en ***P. nobile*** y 3-5 en ***P. subsessilifolium*** var. ***morii.***

11. Las hojas (láminas) también tienen la epidermis ventral múltiple y gruesa, formada por 4 capas pigmentadas en ***P. nobile*** y 2-3 capas incoloras en ***P. subsessilifolium*** var. ***morii.*** En algunas especies del género la epidermis ventral y la dorsal de la lámina son múltiples, pero la primera con mayor número de capas que la segunda (CUTTER, 1971).

12. En ***P. nobile*** la vaina peciolar que protege al ápice del tallo, las yemas vegetativas y los primordios inflorescenciales, tiene la epidermis ventral y la dorsal uniseriada.

La presente investigación tiene por objeto definir la estructura y función de la epidermis y el córtex en el tallo de ***Piper*** sobre la base de caracteres anatómicos e histogénicos.

MATERIALES Y METODOS

Se describe e ilustra los caracteres morfológicos e histogénicos de la epidermis y el córtex en el tallo de ***Piper*** y el papel acuífero/ fotosintetizante de estos tejidos.

Este estudio es la continuación de una publicación anterior del autor (LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1996) sobre semillas y plántulas donde se llegan a importantes conclusiones y nuevos aspectos sobre este controversial tema. Las especies aquí analizadas, todas ellas de los bosques nublados de los Andes de Venezuela, descritas en STEYERMARK (1984), son las siguientes:

Piper eriopodon (Miq.) C.DC.	1914 (MERF)
Piper diffamatum Trel. & Yuncker	8033 (MERF)
Piper bogotense C.DC.	1615 (MERF)
Piper dilatatum L.C. Rich.	1884 (MERF)
Piper aduncum L.	508 (MER)
Piper nobile C.DC.	180 (MERF)
Piper subsessilifolium C.DC. var. ***morii*** Stey.	248 (MERF)

Para complementar el estudio y establecer comparaciones, en la discusión y conclusiones se presentan las semejanzas y diferencias de la epidermis caulinar con especies epifíticas de ***Peperomia*** del bosque nublado. Entre estas, se identificaron:

Peperomia trinervula C.DC.	1714 (MER)
Peperomia pennellii Trel. & Yuncker	18156, 18158 (MO, VEN)
Peperomia angularis C.DC.	610 (MER)

El hipocótilo y epicótilo de las plántulas fueron examinados morfológica- y anatómicamente y comparados con los entrenudos vegetativos y fructíferos de las plantas adultas, mediante cortes a mano de material fresco y cortes micrométricos de material parafinado. Se usaron los colorantes y reactivos para almidón, mucilago, cristales de oxalato cálcico, lignina, cutina, aceite y pigmentos. Los resultados son complementados con observaciones de campo.

RESULTADOS

1. EPIDERMIS JUVENIL

La epidermis caulinar juvenil en ***Piper*** es uniseriada en el embrión, el hipocótilo y el epicótilo (Fig. 1). Esta condición primitiva de la epidermis consiste, en general, de células desiguales, hialinas, papiliformes, sin cutícula ni estomas, de 20-25 µm de diámetro y 50-100 µm de longitud. La mayor diferenciación celular de esta epidermis inicial ocurre en el hipocótilo, donde las células normales se combinan con un sistema de papilas longitudinales sobresalientes

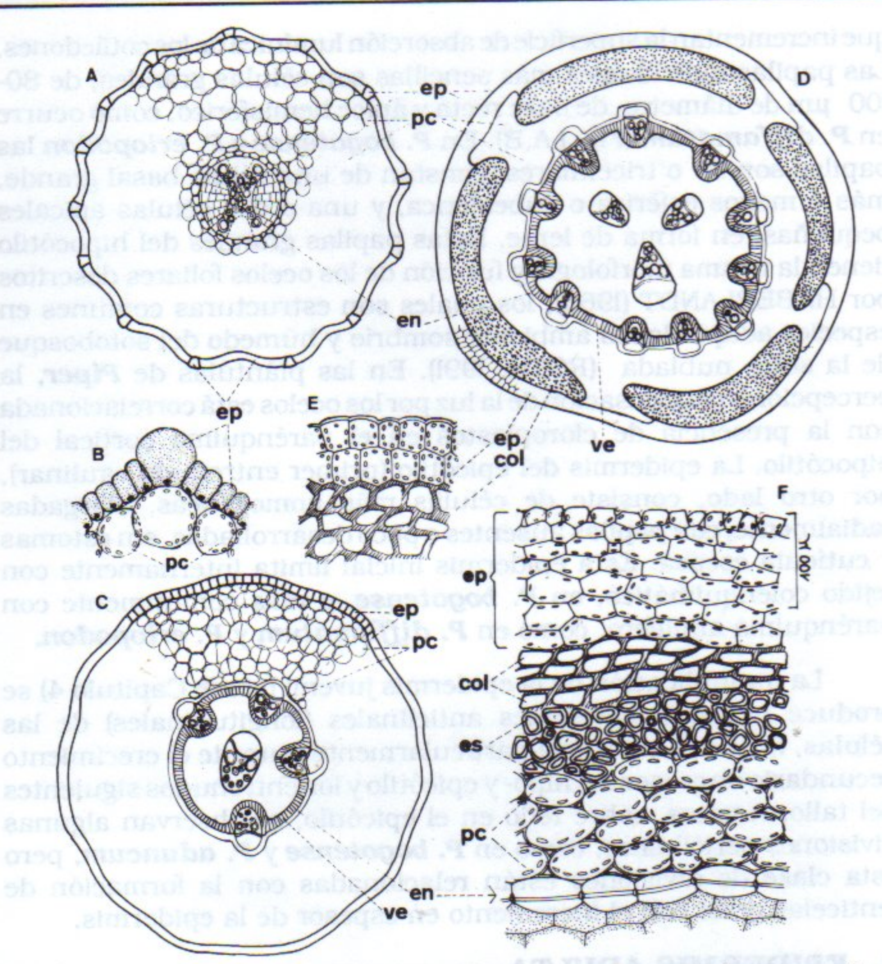


Figura 1. Tallo juvenil y adulto de **Piper diffamatum,** en cortes transversales, destacando la epidermis y el córtex. **A)** Hipocótilo mostrando la epidermis uniseriada, el córtex parenquimático, y el cilindro central protostélico. **B)** Detalle de la epidermis uniseriada mostrando una célula papilosa u ocelo. **C)** Epicótilo destacando la epidermis uniseriada, el córtex, la médula y el sistema vascular doble. **D)** Entrenudo Nº 4 de la plántula, con la epidermis biseriada, los tejidos del córtex, la médula y el sistema vascular más amplio y desarrollado. **E)** Detalle de la epidermis 2-seriada con cloroplastos. **F)** Epidermis múltiple acuífera y tejidos del córtex antes de la floración. **Ep**= Epidermis, **pc**= parénquima cortical, **en**= endodermis, **col**= colénquima, **es**= esclerénquima, **ve**= vaina esclerénquimática interna. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1998.

que incrementan la superficie de absorción lumínica de los cotiledones. Las papilas individuales más sencillas son células grandes, de 80-100 µm de diámetro, de base recta y ápice hemisférico, como ocurre en ***P. diffamatum*** (Fig. 1 A,B). En ***P. bogotense*** y ***P. eriopodon*** las papilas son bi- o tricelulares: constan de una célula basal grande, más o menos esférica o subesférica, y una o dos células apicales pequeñas, en forma de lente. Estas papilas grandes del hipocótilo tienen la misma morfología y función de los ocelos foliares descritos por HABERLANDT (1965), los cuales son estructuras comunes en especies adaptadas al ambiente sombrío y húmedo del sotobosque de la selva nublada (ROTH, 1991). En las plántulas de ***Piper***, la percepción y condensación de la luz por los ocelos está correlacionada con la presencia de cloroplastos en el parénquima cortical del hipocótilo. La epidermis del epicótilo (primer entrenudo caulinar), por otro lado, consiste de células más homogéneas, alargadas radialmente, con papilas ausentes o poco desarrolladas, sin estomas y cutícula escasa. Esta epidermis inicial limita internamente con tejido colenquimático, en ***P. bogotense***, o más comunmente con parénquima amilífero, como en ***P. diffamatum*** y ***P. eriopodon.***

La multiplicación de la epidermis juvenil (véase Capítulo 4) se produce mediante divisiones anticlinales (longitudinales) de las células, lo que se evidencia particularmente durante el crecimiento secundario en grosor del hipo- y epicótilo y los entrenudos siguientes del tallo. A veces, sobre todo en el epicótilo, se observan algunas divisiones periclinales, como en ***P. bogotense*** y ***P. aduncum,*** pero esta clase de divisiones están relacionadas con la formación de lenticelas, y no con el incremento en espesor de la epidermis.

2. EPIDERMIS ADULTA

La epidermis caulinar adulta es múltiple (multiseriada o pluriestratificada) y de función acuífera. Esta característica estructural distintiva del tallo de ***Piper*** es independiente del hábito de crecimiento de las plantas, pues se presenta tanto en las especies terrestres como en las epífitas. El número de capas celulares que la conforman es variable: 3-5 en ***P. eriopodon, P. dilatatum, P. aduncum*** y ***P. subsessilifolium,*** y 6-9 en ***P. diffamatum, P. bogotense*** y ***P. nobile.***

La fase múltiple de la epidermis caulinar se inicia en la plántula foliosa, en una etapa temprana del desarrollo longitudinal del eje

caulinar, mediante un proceso gradual y progresivo que va asociado con el incremento en la estructura y complejidad del dermatógeno. La fase biseriada se observa en el segundo, tercero o cuarto entrenudo, permaneciendo en esta condición sólo por un breve período, cuando la plántula conserva aún sus cotiledones y ha alcanzado una altura de 10-15 cm. La fase triseriada coincide con la substitución de las hojas juveniles envainadoras por hojas adultas, sobre todo cuando los entrenudos superiores del tallo son apreciablemente más largos que los basales. En general, la epidermis caulinar múltiple se mantiene como un carácter anatómico estable en los entrenudos vegetativos y fructíferos. La misma característica también se repite en el pedúnculo del eje inflorescencial, aunque a veces con alguna reducción, lo que sugiere que el dermatógeno es verdaderamente multiseriado en el tallo adulto.

A. Estructura (Fig. 1F, 2 y 3)

La epidermis múltiple consiste de una capa externa cutinizada, desprovista de estomas (cero e/ cm²), de 18-25 µ m de espesor (25-30 µ m en ***P. bogotense*** y ***P. dilatatum***) y de tres o más capas internas, de 70-150 µm de espesor. Todo el conjunto se desarrolla usualmente a modo de un tejido en empalizada, sin espacios intercelulares, con las células hexagonales, alargadas en dirección radial y alternantes (Figs. 2A-D). Estas características tienden a modificarse a causa de procesos internos de diferenciación y especialización.

La capa superficial de la epidermis múltiple rara vez consiste de células infundibuliformes, como en ***P. bogotense*** y ***P. dilatatum*** (Fig. 2AyD); más comunmente se trata de células papilosas o subpapilosas con algún dibujo particular en la pared externa (Figs. 2ByC, y Figs. 3AyB). En sección superficial, esta capa externa de la epidermis la conforman células irregularmente poliédricas de paredes rectas, finamente punteadas, alargadas según el eje del entrenudo (***P. eriopodon, P. nobile***), transversalmente (***P. diffamatum***) o con una combinación de células largas y células anchas (***P. bogotense***). Lo mismo que en la condición uniseriada, hay cierta tendencia hacia la disposición en filas longitudinales, pero un patrón morfológico particular no existe. Los tricomas, cuando presentes, derivan enteramente de la epidermis externa, y en general, son pelos pluricelulares uniseriados, variables en tamaño,

textura y densidad. Las observaciones indican que la ausencia de estos apéndices constituyen un carácter derivado y no primitivo en la estructura del tallo.

La epidermis interna, conformada por varias capas, tiene una apariencia más o menos uniforme que se interrumpe a veces por la presencia de glándulas etéreas o mucilaginosas, o de células muy grandes o muy pequeñas con funciones o estructuras particulares. Es de carácter general que las paredes celulares de la epidermis interna tengan un espesor mayor que las del parénquima cortical o medular. Muy raramente algunas células de la epidermis interna se esclerifican, como ocurre en ***P. dilatatum*** (Fig. 2D).

La ausencia de estomas en la epidermis caulinar es substituida por lenticelas longitudinales y transversales, las cuales se desarrollan mucho más en los entrenudos fructíferos que en los vegetativos. El primer felógeno lenticelar tiene origen en la capa superficial de la epidermis, como ocurre en ***P. subsessilifolium***, o en la segunda capa, como en ***P. nobile***, ***P. diffamatum*** y ***P. eriopodon***. Los felógenos sucesivos derivan de las capas más profundas de la epidermis. La formación de los felógenos lenticelares va precedida siempre por un alargamiento radial de las células madres, seguido por un endurecimiento de las paredes externas. Muy raramente, la formación del felógeno lenticelar va precedida por una multiplicación celular reductiva que ocurre en grupos de células madres epidérmicas. Puesto que el tallo de ***Piper*** no desarrolla peridermis ni ritidoma, felógenos integrados al desarrollo de estos tejidos tampoco existen, lo que constituye un claro ejemplo de reducción.

B) Función acuífera de la epidermis

Los tallos de ***Piper*** son comunmente túrgidos y suculentos cuando jóvenes a causa de la acumulación y retención de agua por la epidermis múltiple, el córtex y la médula. El examen histológico comparativo de los tres tejidos revela, sin embargo, que la epidermis múltiple es el verdadero tejido acuífero, pues a diferencia del parénquima cortical y el medular, presenta paredes celulares más engrosadas y mayor cantidad de mucilago en ellas. Comunmente, las especies que acumulan mayor cantidad de agua en los entrenudos vegetativos son las que tienen la epidermis caulina más desarrollada, es decir, ***P. nobile***, ***P. diffamatum*** y ***P. bogotense***. En los

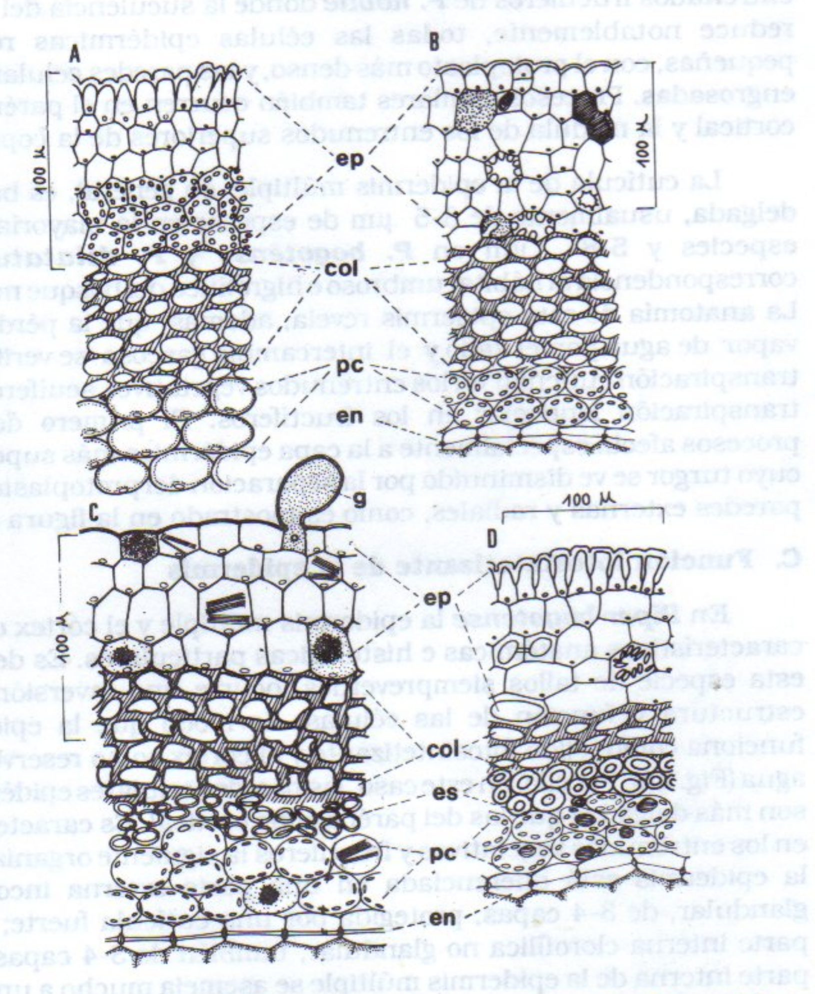


Figura 2. Tallo adulto de **Piper,** en cortes transversales, destacando la epidermis múltiple y el córtex en los entrenudos fructíferos de: **A) P. bogotense, B) P. nobile, C) P. eriopodon, y D) P. dilatatum.** En A) la epidermis múltiple consiste de una parte periférica acuífera-glandular y otra interna clorofílica. En B, C y D una endodermis auténtica existe en el límite interno del córtex. **Ep=** epidermis múltiple, **col=** colénquima, **es=** esclerénquima, **pc=** parénquima cortical (incoloro acuífero en A y clorofílico en B, C y D), **en=** endodermis, **g=** glándula epidérmica unicelular. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1998.

entrenudos fructíferos de ***P. nobile*** donde la suculencia del tallo se reduce notablemente, todas las células epidérmicas resultan pequeñas, con el protoplasto más denso, y las paredes celulares más engrosadas. Procesos similares también ocurren en el parénquima cortical y la médula de los entrenudos superiores de la copa.

La cutícula de la epidermis múltiple, en general, es bastante delgada, usualmente de 3-5 µm de espesor en la mayoría de las especies y 5-8 µm en ***P. bogotense*** y ***P. dilatatum***, en correspondencia al hábitat umbroso e higrofítico del bosque nublado. La anatomía de esta epidermis revela, además, que la pérdida de vapor de agua por el tallo y el intercambio gaseoso se verifica por transpiración cuticular en los entrenudos vegetativos acuíferos y por transpiración lenticelar en los fructíferos. El primero de estos procesos afecta especialmente a la capa epidérmica más superficial, cuyo turgor se ve disminuido por la separación del protoplasto de las paredes externas y radiales, como es mostrado en la figura 3C.

C. Función fotosintetizante de la epidermis

En ***Piper bogotense*** la epidermis múltiple y el córtex ofrecen características anatómicas e histológicas particulares. Es decir, en esta especie de tallos siempreverdes, ocurre una inversión en la estructura y función de las células, de modo que la epidermis funciona como tejido fotosintetizante y el córtex como reservorio de agua (Fig. 2A). Por ello, en este caso, las paredes celulares epidérmicas son más delgadas que las del parénquima cortical. Es característico en los entrenudos vegetativos y fructíferos la siguiente organización: la epidermis está diferenciada en una parte externa incolora y glandular, de 3-4 capas, protegida por una cutícula fuerte; y una parte interna clorofílica no glandular, también de 3-4 capas. Esta parte interna de la epidermis múltiple se asemeja mucho a un tejido en empalizada, y aunque no tiene la misma concentración de cloroplastos que la del mesofilo parece desempeñar algún papel en la asimilación. Puesto que los estomas caulinos están ausentes o son de rara ocurrencia (0-1 e/mm^2), el intercambio gaseoso pudiera ser un proceso pasivo a través de la cutícula o las lenticelas. El córtex, por otro lado, consiste de colénquima y parénquima acuífero, lo que representa la estructura cortical más simple y homogénea del eje caulinar.

D. Cristales, pigmentos y glándulas epidérmicas.

La epidermis múltiple en el tallo de ***Piper***, aparte de su especialización como tejido acuífero o fotosintetizante, es muy rica en cristales de oxalato cálcico, en pigmentos amarillos y rojos y en glándulas secretoras de aceites esenciales y mucilago. La proporción relativa de estas substancias depende de cada especie y del hábito de crecimiento: el mucilago está generalizado en la mayoría de las especies; las glándulas predominan en las aromáticas (***P. diffamatum*, P. bogotense**); los cristales abundan en ***P. eriopodon*** y ***P. diffamatum***, y los pigmentos en ***P. nobile***.

Las glándulas que secretan aceites esenciales y mucilago son predominantemente de origen epidérmico, o están más concentradas en este tejido que en el parénquima cortical o medular. Los pigmentos amarillos y rojos ocurren indistintamente tanto en las células epidérmicas como en las del parénquima cortical. Los cristales de oxalato cálcico en sus distintas formas ocurren por igual en la epidermis, el parénquima cortical y la médula de la estructura caulinar primaria.

Las glándulas de aceites esenciales usualmente son unicelulares, en la epidermis externa, como ocurre en ***P. eriopodon***, y multicelulares, en la interna, como es el caso en ***P. diffamatum***, ***P. bogotense*** y ***P. nobile***. A veces un depósito refractario brillante, intracelular, identifica a estas glándulas, que, en general, alcanzan poca diferenciación celular. Las glándulas que secretan mucilago son células aisladas o grupo de células con una cavidad central, en las cuales el mucilago se deposita indistintamente en el lumen o la cavidad central.

Los pigmentos amarillos y rojos son característicos en todas las especies investigadas, presentándose en células aisladas o grupos de células de la epidermis interna. Estos pigmentos ya fueron reconocidos por LOPEZ-NARANJO & PARRA (1996) en la semilla, particularmente en la testa, el endosperma y los tejidos embrionales.

Los cristales de oxalato cálcico del tejido epidérmico se presentan en forma de cristales solitarios octogonales y como rafidios sueltos o en paquetes en ***P. diffamatum***; en forma de arena cristalina en ***P. nobile***; y como drusas y rafidios en ***P. eriopodon*, *P. dilatatum*** y ***P. aduncum***. Los cristales están ausentes o son muy raros en ***P. bogotense*** y en ***P. subsessilifolium***.

En general, los cristales, pigmentos y glándulas tienden a acumularse en los tejidos periféricos del tallo. En el parénquima axial y los radios del cuerpo leñoso secundario están ausentes (ESPINOZA DE PERNIA & LEON, 1995).

3. CORTEX

La estructura del córtex en el tallo de ***Piper***, aunque variable según cada especie, guarda una correlación evidente con los caracteres de los haces vasculares periféricos y, por tanto, con el hábito de crecimiento de las plantas. En las especies leñosas más primitivas, con alta densidad de haces vasculares periféricos o de vasos por haz vascular, como ocurre en ***P. bogotense***, el córtex tiende a ser más o menos homogéneo y sencillo en su estructura, con una composición celular semejante al córtex del tallo juvenil. Al contrario, en las semiherbáceas y epifitas, con baja densidad de haces vasculares periféricos o de vasos por haz vascular, el córtex tiende a ser bastante heterogéneo y complejo, distinto al del tallo embrional. Es común que una endodermis o una vaina amilífera esté diferenciada en el límite interno del córtex. La endodermis puede persistir, debilitarse o degenerar durante el desarrollo, pero no es raro que se transforme en una vaina amilífera auténtica con granos de almidón en vez de engrosamientos de Caspary, lo que suele ocurrir en una fase temprana del desarrollo, como en ***P. aduncum***, o cuando los entrenudos vegetativos son substituidos por entrenudos fructíferos, como ocurre en ***P. diffamatum*** y a veces también en ***P. dilatatum***. De acuerdo con lo planteado, los patrones estructurales más comunes del córtex, en orden evolutivo, son los siguientes en los entrenudos fructíferos:

a) Colénquima y parénquima acuífero, como en ***P. bogotense*** (Fig. 2A).

b) Colénquima, parénquima clorofílico y endodermis, como en ***P. nobile*** (Fig. 2B).

c) Colénquima, esclerénquima, parénquima clorofílico y endodermis, como en ***P. eriopodon*** y ***P. dilatatum*** (Fig. 2C).

d) Colénquima, esclerénquima, parénquima clorofílico y vaina amilífera, como en ***P. aduncum*** (Fig. 3A).

e) Colénquima, parénquima clorofílico y vaina amilífera, como en ***P. diffamatum*** (Fig. 3B).

f) En ***P. subsessilifolium*** var. ***morii***, especie epifítica cuya organografía es descrita por LOPEZ-NARANJO (1997), la estructura del córtex varía según la dirección de crecimiento del tallo: la porción basal decumbente consiste de esclerénquima, parénquima amilífero y endodermis; la porción apical erecta, en cambio, comprende colénquima, esclerénquima, parénquima clorofílico y endodermis.

En las especies terrestres, los tejidos corticales de soporte y protección usualmente están situados frente a los haces vasculares periféricos de mayor diámetro, o grupo de haces, los cuales forman las costillas o estrías del tallo, pero quedan interrumpidos frente a las regiones interfasciculares donde el parénquima cortical se pone en contacto e interactúa con la epidermis interna. Esta organización, común entre las especies leñosas y semileñosas, le proporciona cierta estabilidad a la epidermis y al córtex y evita su rotura durante el crecimiento secundario en grosor. En ***P. aduncum*** las regiones interfasciculares del córtex se esclerifican secundariamente. En las especies herbáceas y semiherbáceas, por el contrario, el colénquima y esclerénquima forman un anillo contínuo y cerrado en torno del sistema vascular periférico, como en ***P. dilatatum*** y ***P. subsessilifolium.***

El componente esclerenquimático del córtex, cuando ocurre, comunmente se presenta entre el colénquima y el parénquima de los entrenudos reproductivos, siendo así el tejido en diferenciarse al final del crecimiento longitudinal del tallo. En ***P. diffamatum,*** sin embargo, el esclerénquima cortical está presente en los entrenudos vegetativos y ausente en los reproductivos, lo que puede interpretarse como una reducción y simplificación (Fig. 1F y 3B).

4. MULTIPLICACION DE LA EPIDERMIS Y EL CORTEX

En el tallo de ***Piper,*** la epidermis, tanto en la fase uni- o biseriada, como en la multiseriada, lo mismo que el parénquima cortical, tienen alta capacidad para multiplicarse y adaptarse al incremento en el diámetro de los ejes del vástago. La multiplicación del tejido superficial se verifica exclusivamente mediante divisiones anticlinales (longitudinales) de todas las células, un proceso que va

sincronizado con la proliferación del parénquima cortical y la expansión tangencial del colénquima. De esta manera ambos tejidos tienden a perpetuarse durante toda la vida de la planta, sin que ocurra exfoliación ni substitución por tejidos de origen secundario.

En ***P. bogotense*** y menos frecuentemente en ***P. nobile*** algunas células aisladas de la epidermis externa (capa superficial) sufren una división periclinal simple, pero las mismas son muy raras y en muy poco o nada contribuyen en incrementar el espesor del tejido. Asimismo, una división simple asimétrica sufren algunas células de la epidermis interna en ***P. diffamatum*** dando como resultado la formación de microcélulas triangulares o cuadradas en los ángulos o costados de la célula madre.

La estructura y propiedades de la epidermis caulinar múltiple, por otro lado, tiende a modificarse con la edad del tallo. En los nudos y entrenudos viejos de las especies leñosas y semileñosas la epidermis se suberifica y se convierte en un tejido impermeable y elástico semejante a un súber, pero sin el origen ni la composición celular de un súber verdadero. A veces, como ocurre en ***P. dilatatum***, los estratos periféricos e internos de la epidermis múltiple se esclerifican (Fig. 2D). Un cámbium suberógeno derivado de la epidermis o el córtex no existe en ninguna de las especies examinadas, ni aún en las leñosas.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La evolución completa del tallo en las especies de ***Piper*** se refleja durante el desarrollo de la plántula. La epidermis caulinar es uniseriada y papilosa en el hipocótilo y epicótilo y sucesivamente biseriada, triseriada y multiseriada en los entrenudos siguientes del eje caulinar juvenil. Según LOPEZ-NARANJO & PARRA (1996) el hipocótilo en ***Piper*** es protostélico y radicante, y como tal con una estructura similar a la raíz primera. Sin embargo, un examen histológico más detenido, como se adelanta en esta investigación, revela que la protostela del hipocótilo tiene el xilema endarco, y no exarco como en la raíz primaria. El sistema vascular definitivo, constituido por un sistema vascular doble (periférico y medular), queda esbozado durante el desarrollo de los primeros entrenudos. Por lo tanto, se puede concluir que la condición primitiva del tallo de ***Piper*** es presentar la epidermis uniseriada y el sistema vascular

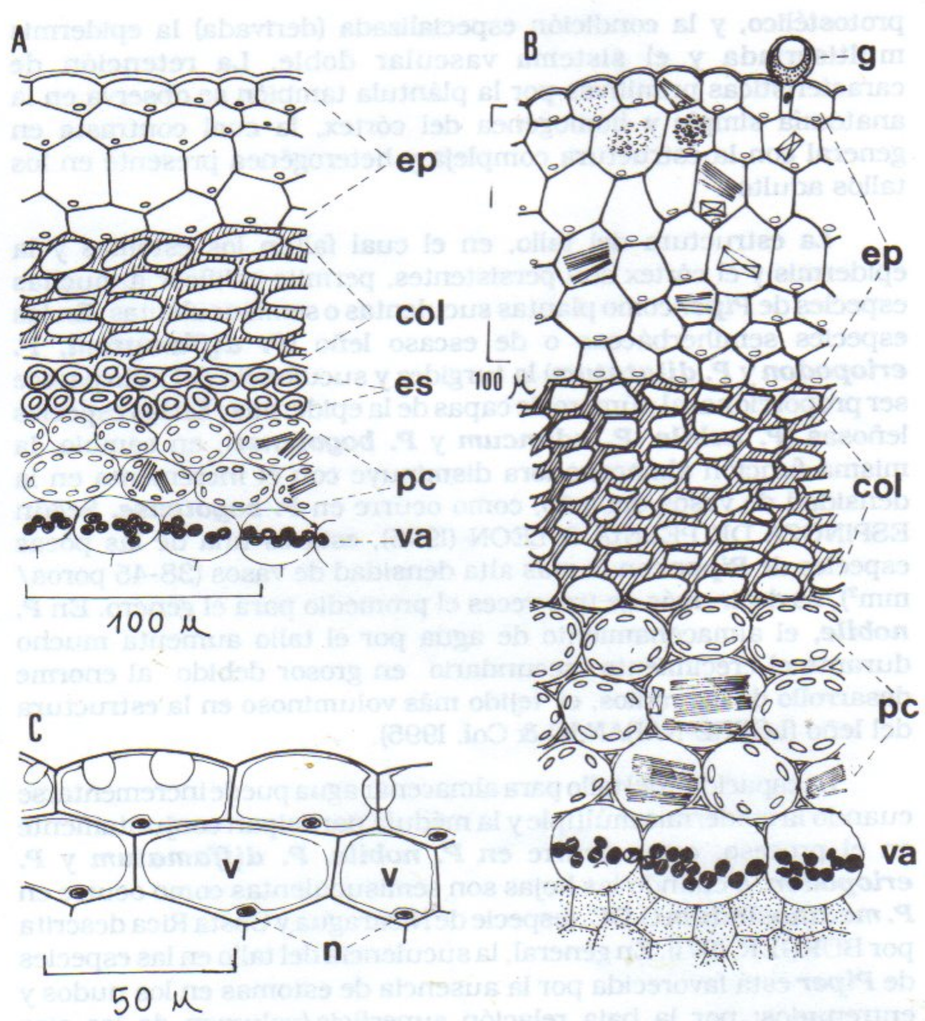


Figura 3. Tallo adulto de **Piper**, en cortes transversales, destacando la epidermis múltiple y el córtex. **A)** Entrenudo fructífero de **P. aduncum. B)** Idem de **P. diffamatum** (Compárese con la fig. lF). En A y B, una vaina amilífera con granos de almidón substituye a la endodermis. **C)** Tejido epidérmico periférico de un entrenudo vegetativo acuífero de **P. nobile,** mostrando los síntomas de la transpiración cuticular: células plasmolizadas (arriba) y células túrgidas (abajo). **Ep=** epidermis múltiple, **col=** colénquima, **es=** esclerénquima, **pc=** parénquima cortical clorofílico, **va=** vaina amilífera, **g=** glándula, **n=** núcleo, **v=** vacuola. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1998.

protostélico, y la condición especializada (derivada) la epidermis multiseriada y el sistema vascular doble. La retención de características primitivas por la plántula también se observa en la anatomía simple y homogénea del córtex, la cual contrasta en general con la estructura compleja y heterogénea presente en los tallos adultos.

La estructura del tallo, en el cual faltan los estomas y la epidermis y el córtex son persistentes, permite calificar a muchas especies de ***Piper*** como plantas suculentas o semisuculentas. En las especies semiherbáceas o de escaso leño (***P. diffamatum, P. eriopodon*** y ***P. dilatatum***) la turgidez y suculencia del tallo parece ser proporcional al número de capas de la epidermis . En las especies leñosas (***P. nobile, P. aduncum*** y ***P. bogotense***), en cambio, la misma función almacenadora disminuye con el incremento en la densidad de vasos del leño, como ocurre en ***P. bogotense.*** Según ESPINOZA DE PERNIA & LEON (1995), esta es una de las pocas especies de ***Piper*** con la más alta densidad de vasos (38-45 poros/ mm^2), es decir, más de tres veces el promedio para el género. En ***P. nobile,*** el almacenamiento de agua por el tallo aumenta mucho durante el crecimiento secundario en grosor debido al enorme desarrollo de los radios, el tejido más voluminoso en la estructura del leño (LOPEZ-NARANJO & Col. 1995).

La capacidad del tallo para almacenar agua puede incrementarse cuando la epidermis múltiple y la médula participan conjuntamente en el proceso, como ocurre en ***P. nobile, P. diffamatum*** y ***P. eriopodon,*** o cuando las hojas son semisuculentas como ocurre en ***P. melanocladum*** C.DC. (especie de Nicaragua y Costa Rica descrita por BURGER, 1971). En general, la suculencia del tallo en las especies de ***Piper*** está favorecida por la ausencia de estomas en los nudos y entrenudos; por la baja relación superficie/volumen de los ejes (entrenudos); por la persistencia de la epidermis, el córtex y la médula; por la incorporación de mucilago en las paredes celulares de la epidermis múltiple y cristales de oxalato cálcico en los tejidos periféricos; por la ausencia de peridermis y ritidoma; y por la tendencia de los tallos a simplificar la actividad cambial, lo que resulta más evidente en las especies herbáceas, semileñosas y epífitas. Todas estas características permiten a las plantas reducir a un mínimo la pérdida de vapor de agua por transpiración cuticular y lenticelar y evitar la desecación de los tejidos.

En la literatura taxonómica son descritas muchas especies neotropicales de ***Piper*** con tallo o leño suculento por ejemplo: ***P. auritum*** H.B.K., ***P. peltatum*** L., ***P. riitosense*** Trel. & Yuncker, ***P. tristemon*** C.DC., ***P. schlimii*** C.DC., ***P. hermannii*** Trel. & Yuncker, ***P. prunifolium*** Jacq. (STANDLEY & STEYERMARK, 1952; STEYERMARK, 1984).

La epidermis múltiple, la ausencia de estomas y el córtex verde y fotosintetizante también distingue al tallo suculento de algunas ***Peperomia*** epifíticas del bosque nublado (San Eusebio, Distrito Andrés Bello, Mérida, Venezuela), por ejemplo: ***P. trinervula*** C.DC., ***P. pennnellii*** Trel. & Yuncker y ***P. angularis*** C.DC. La epidermis caulinar en estas especies, inicialmente uniseriada (entrenudos basales viejos) y más tarde biseriada (entrenudos apicales), aunque aparenta cierta similitud con la del tallo embrional de ***Piper***, se distingue de ésta en tres caracteres: por derivarse mediante división periclinal simple de la protodermis, y no directamente del dermatógeno como en ***Piper***; por su escasa durabilidad: tiende a exfoliarse o degenerar en los entrenudos basales, cediendo su función protectora al colénquima cortical; y por formar aberturas irregulares (ventanas microscópicas) como resultado de la disolución de las paredes internas y externas de las propias células. En conclusión, existen dos modelos no homólogos de epidermis múltiple en el tallo de las Piperaceae: la epidermis múltiple "tipo ***Piper***" y la epidermis múltiple "tipo ***Peperomia***". La suculencia del tallo en ***Peperomia***, por otro lado, es generalizada y, por tanto, no está limitada a un tejido en particular debido a la ausencia de límites precisos entre el córtex, el sistema vascular y la médula.

AGRADECIMIENTOS:

Deseo expresar mi agradecimiento a las siguientes personas por haber colaborado en la realización de este trabajo: Nercy Cumare, de la Biblioteca de Forestal; Magaly Sánchez de Araque, Secretaria del Departamento de Botánica y Nidia L. de Hernández, de la Oficina de Publicaciones. Asimismo, a los Profesores Gilberto Morillo y Jorge Parra, doy las gracias, por haber facilitado material y referencias sobre ***Peperomia***.

BIBLIOGRAFIA

BALFOUR, E. 1957. The development of the vascular systems in ***Macropiper excelsum*** Forst. I. The Embryo and Seedling. Phytomorphology 7 (1-4): 354-364.

BURGER, W. 1971. Piperaceae. Flora Costaricensis. Fieldiana: Botany. Vol. 35: 79-216.

CUTTER, E.G. 1971. Plant Anatomy. Part 2: Organs. Edward Arnold. vi + 343 p.

ESPINOZA DE PERNIA, N. & W.J. LEON H. 1995. Estudio anatómico del leño de seis especies del género ***Piper.*** Pittieria 23: 5-24.

HABERLANDT, G. 1965. Physiological Plant Anatomy. Today & Tomorrow´s Book Agency, New Delhi. 777 p.

LOPEZ-NARANJO, H. & J. PARRA. 1993. Organografia y hábito de crecimiento de ***Piper nobile*** C.DC. Pittieria 20: 79-109.

LOPEZ-NARANJO, H., N. ESPINOZA DE PERNIA & W. J. LEON H. 1995. Nuevos aspectos anatómicos y ecológicos sobre ***Piper nobile*** C.DC. y especies afines. Pittieria 23: 25-34.

LOPEZ-NARANJO, H. & J. PARRA. 1996. Anatomía comparativa de la semilla de cuatro especies neotropicales de ***Piper*** (Piperaceae): Un nuevo concepto. Pittieria 25: 7-26.

LOPEZ-NARANJO, H. 1997. Hábito epifítico de ***Piper subsessilifolium*** C.DC. var. ***morii*** Stey: Anatomía y ecología. Pittieria 26: 21-38.

ROTH, I. 1991. Anatomía de las plantas superiores. Tercera Edición. Universidad Central de Venezuela. Ed. de la Biblioteca. Caracas. 357 p.

STANDLEY, P.C. & J. A. STEYERMARK. 1952. Piperaceae. Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany. Vol 24 (III): 228-337.

STEYERMARK, J. A. 1984. Flora de Venezuela: Piperaceae. Vol. II 2da. parte. Instituto Nacional de Parques. Caracas. 619 p.